Écologie, t. 29 (1-2) 1998 : 99-104

SYNTHÈSE PHYTOÉCOLOGIQUE DES FORÊTS DE L'ARC ALPIN*

Richard MICHALET, Gérard CADEL, Didier JOUD, Gilles PACHE,
Guy PAUTOU & Lucien RICHARD

Laboratoire Ecosystèmes Alpins, Centre de Biologie Alpine, Université Joseph Fourier
B.P. 53, 38041 Grenoble Cedex 9 (richard.michalet@ujf-grenoble.fr)

SUMMARY
(original scientific paper)

PHYTOECOLOGICAL SYNTHESIS OF THE ALPINE CHAIN FORESTS.
4900 phytosociological forest releves of the alpine chain are analysed with CA and CBO. This synthesis allows to confirm first the scheme of the alpine chain unicity (OZENDA, 1985), based on both the climatic opposition between the external and inner Alps and the vegetation belt concept. An important floristic divergence appears secondly between the central-eastern alpine forests and the south-western one. The nitrogen availability and the soil porosity, seem to be the main ecological factors to explain this divergence and they are paterned by temperature and seasonal rainfall distribution.

KEY WORDS: Forests - Soils - Alps - CA - Continentality - Aridity.

RÉSUMÉ
(travail original)

4900 relevés phytosociologiques de forêts de l'arc alpin sont traités par analyse factorielle des correspondances et classification en boules optimisées. Cette synthèse permet en premier lieu de confirmer le schéma d'unicité de l'arc alpin d'OZENDA (1985), construit à la fois sur l'opposition climatique existant entre les Alpes externes et les Alpes internes et sur la notion d'étage de végétation. Il apparaît en second plan une divergence floristique importante entre les forêts des Alpes centro-orientales et celles des Alpes sud-occidentales. Les facteurs écologiques à l'origine de cette différenciation, qualité de la nutrition azotée et porosité des sols, apparaissent comme étant étroitement dépendants de la température et de la distribution saisonnière des précipitations.

MOTS CLÉS : Forêts - Sols - Alpes, AFC - Continentalité - Aridité.

INTRODUCTION

Dans les Alpes les premiers travaux d'envergure sur les formations forestières ont été réalisés par des phytosociologues, essentiellement dans les secteurs central et oriental de l'arc alpin (BRAUN-BLANQUET *et al.*, 1954 ; KUOCH, 1954). Dans les Alpes occidentales, les auteurs (BARTOLI, 1966 ; GENSAC, 1967 ; FAURE, 1968...), de par leur approche plus phytoécologique, ont généralement rattaché les groupements forestiers décrits aux associations des Alpes centrales et orientales. C'est seulement dans les Alpes maritimes que quelques nouvelles associations ont été proposées par BARBÉRO & BONO (1970) et LACOSTE (1972). Les synthèses phytoécologiques des forêts de l'arc alpin ont été avant tout de nature biogéographique, s'appuyant sur la répartition des essences dominantes et donc des séries de végétation (RICHARD & PAUTOU, 1982 ; OZENDA, 1985). MAYER (1974) a précisé quant-à-lui la répartition des associations forestières pour le secteur limité des Alpes centrales.

De par l'importance accordée aux essences dominantes, OZENDA (1985) a surtout insisté sur l'unicité du système alpin, basé sur deux critères essentiels, l'étagement de la végétation en relation avec l'altitude et le concept de continentalité (abordée à l'aide de la pluviométrie annuelle) opposant les Alpes externes aux Alpes internes. Les divergences floristiques existant entre les différents secteurs des Alpes, du sud-ouest au nord-est, apparaissent nettement en

* Manuscrit reçu le 7 octobre 1996 ; version révisée acceptée pour publication le 1er août 1998.

second plan, les associations végétales étant souvent les mêmes (*cf.* plus haut). La raréfaction de certains groupements fondamentaux, tels que le *Piceetum montanum* Br.-Bl. 46 vers le sud-ouest est expliquée par des facteurs climatiques mais surtout par la chorologie et donc l'histoire des migrations post-glaciaires.

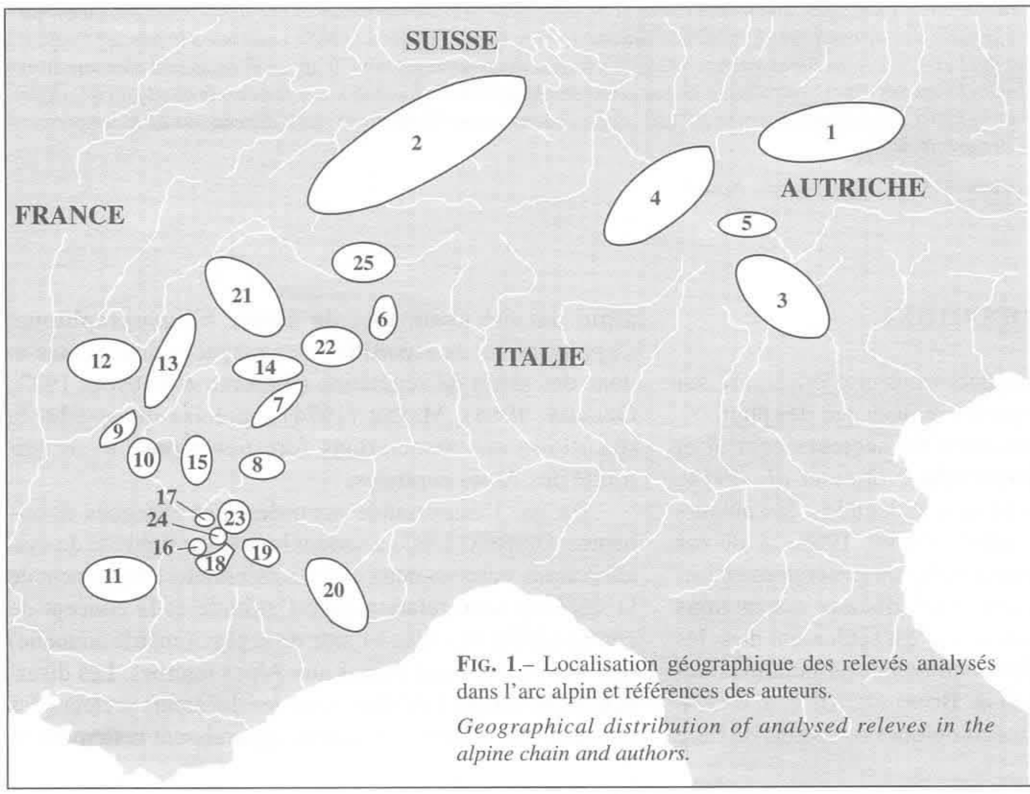
Pache *et al.* (1996a) ont montré, par une approche saisonnière de la continentalité hydrique, qu'il existait des différences climatiques très importantes entre les divers secteurs géographiques de l'arc alpin et qu'elles pouvaient expliquer, avec les facteurs anthropiques, l'essentiel des divergences observées au niveau des essences dominantes. Notre travail, qui consiste en une comparaison de relevés floristiques complets, a pour but, d'une part, de préciser l'étendue des divergences floristiques existant entre les groupements forestiers des alpes centro-orientales et ceux des Alpes sud-occidentales et d'autre part, de rechercher la part des facteurs climatiques et pédoclimatiques dans cette différenciation.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Pour effectuer cette comparaison, nous avons utilisé 4 900 relevés phytosociologiques provenant de divers secteurs bioclimatiques de l'arc alpin (Fig. 1). Si l'échantillonnage est certes moins important dans les Alpes Centrales et Orientales, l'essentiel des formations végétales de ce secteur climatique est néanmoins pris en compte, grâce notamment aux travaux essentiels de Kuoch (1954) et Braun-Blanquet *et al.* (1954). La plupart des relevés sont issus de publications mais nous avons néanmoins inclus des relevés inédits, ceux de Cadel pour le Briançonnais, de Richard pour la Haute-Savoie, de Pache (à paraître) pour la Chartreuse et de Pautou, Cadel & Girel, pour le bassin de Bourg d'Oisans (*cf.* Pautou *et al.*, 1991). Les relevés ont été traités en Analyse Factorielle des Correspondances puis regroupés en 78 unités par Classification en Boules Optimisées (Flamenbaum, *et al.*, 1978) à l'aide du logiciel "Anaphyto" (Briane, 1991). L'AFC a été effectuée en abondance-dominance avec élimination préalable des espèces de fréquence inférieure à 10, de par l'importance du nombre de relevés. Ces 78 unités ont été rattachées syntaxonomiquement, dans la plupart des cas, selon la nomenclature proposée par Rameau (*in* Rameau *et al.*, 1993). Quelques nouvelles propositions, ne pouvant pas bien sûr être explicitées ici faute de place, sont simplement indiquées entre guillemets dans la figure 2.

RÉSULTATS ET INTERPRÉTATIONS

La faiblesse des taux d'inertie des axes de l'AFC (3.04, 2.84, 2.14, 1.34, 1.26) est bien sûr due à l'important nombre de relevés. Par ailleurs la distribution de ces valeurs n'étant pas excessivement répartie sur les 3 premiers axes, l'interprétation écologique des axes 4 et 5 est encore possible.



1) Schiechtl & Stern, 81
2) Kuoch, 54
3) Gafta, 94
4) Br.- Bl. *et al.*, 54
5) Pedrotti, 80
6) Verger, 87
7) Bartoli, 66
8) Giordano *et al.*, 74
9) Faure, 68
10) Michalet *et al.*, 95
11) Nouals & Jappiot, 96
12) Joud, 95
13) Pache, non publié
14) Gensac, 67
15) Oberlinkels, 87
16) Pigeon, 86
17) Meyer, 81
18) Lavagne, 68
19) Lacoste, 72
20) Mondino *et al.*, 89
Barbero & Bono, 70
21) Richard, non publié
22) Richard, non publié
23) Cadel, non publié
24) Br.- Bl., 61
25) Plumettaz Clot, 88

Fig. 1.– Localisation géographique des relevés analysés dans l'arc alpin et références des auteurs.

Geographical distribution of analysed releves in the alpine chain and authors.

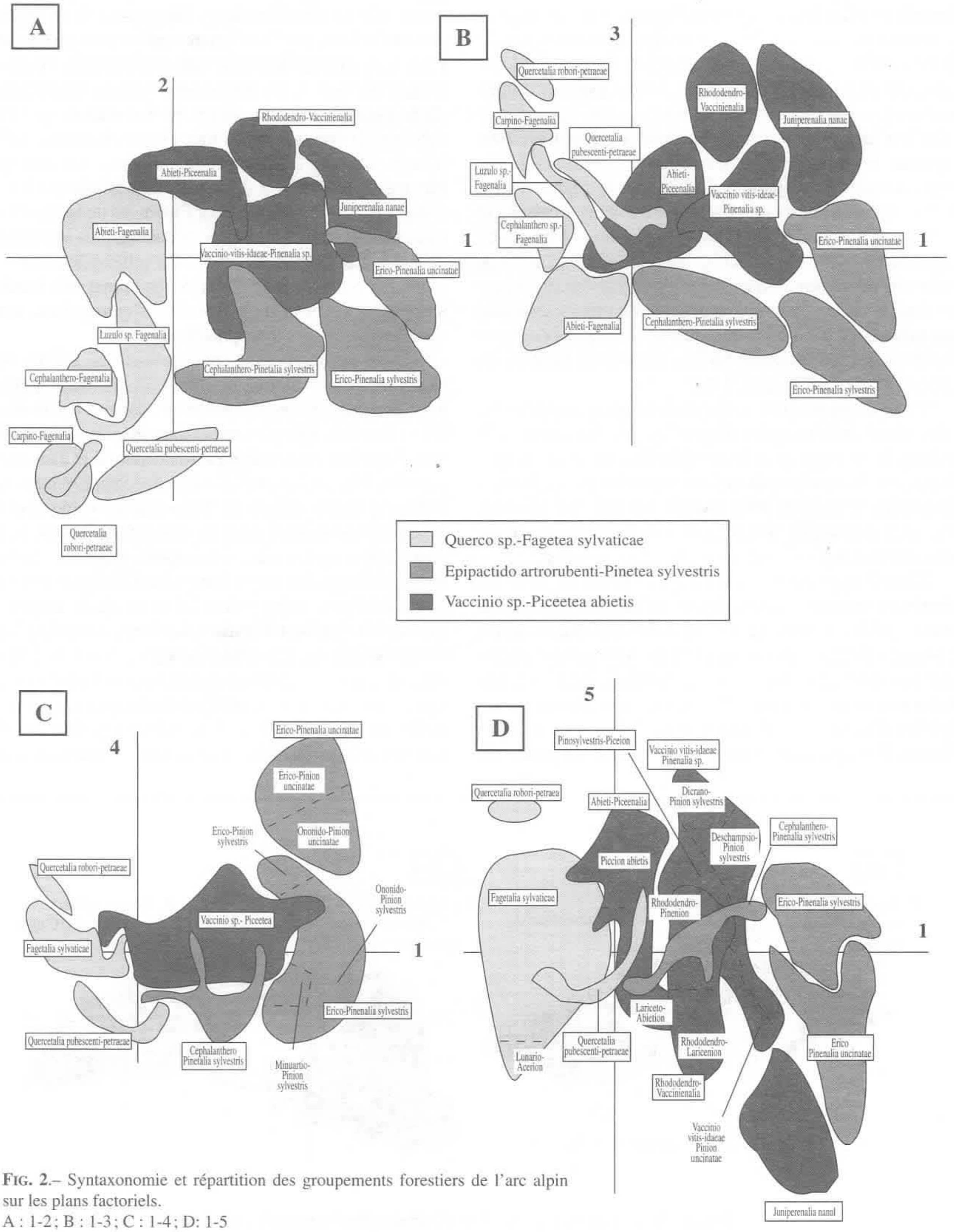


FIG. 2.– Syntaxonomie et répartition des groupements forestiers de l'arc alpin sur les plans factoriels.
A : 1-2 ; B : 1-3 ; C : 1-4 ; D: 1-5

Syntaxonomy and distribution of alpine forest communities on factorial maps: A: 1-2; B: 1-3; C: 1-4; D: 1-5.

L'axe 1 oppose (FIG. 2 A), dans sa partie négative, les formations à feuillus des *Querco-Fagetea* avec des espèces contribuantes telles que *Fagus sylvatica*, *Asperula odorata*, *Hedera helix*, à, dans sa partie positive, les pinèdes à pin sylvestre et pin à crochets avec comme espèces contribuantes *Erica herbacea*, *Carex humilis* et *Ononis rotundifolia*. Il s'agit donc d'un axe d'**humidité atmosphérique**, opposant les groupements des Alpes externes à ceux des Alpes internes, et ce pour l'ensemble de la chaîne alpine, comme on peut l'observer sur la figure 3. Plus précisément il s'agit de l'humidité interne des formations forestières, dépendantes du rayonnement global mais aussi du degré de fermeture du couvert. En effet certains groupements localisés dans les Alpes externes mais à couvert très faible pour des raisons édaphiques, tels que le *Sphagno-Mugetum* Kuoch 54 des tourbières de Suisse, se trouvent localisés du côté positif de l'axe 1 (FIG. 3 A).

L'axe 2 oppose (FIG. 2 A), dans sa partie négative, les formations collinéennes dominées par les chênes, le charme, le châtaignier ou le pin sylvestre, aux, dans sa partie positive, formations subalpines dominées par l'épicéa, le pin cembro, le mélèze, voire le pin à crochets. Il s'agit donc d'un axe thermique, intégrant la **longueur de la saison végétative** et représentatif des étages de végétation.

L'axe 3 oppose (FIG. 2 B), dans sa partie négative, les hêtraies et érablaies à hautes herbes neutrophiles du montagnard supérieur externe (axe 1 négatif) et les pinèdes de pin sylvestre calcicoles du collinéen et du montagnard interne (axe 1 positif), aux, dans sa partie positive, chênaies acidiphiles externes (axe 1 négatif) et cembraies subalpines acidiphiles à rhododendron ferrugineux internes et intermédiaires. Il s'agit donc d'un axe de **nutrition minérale** dépendant du degré d'altération des sols. Sa signification est clairement édaphoclimatique, l'étagement de la végétation mis en évidence sur l'axe 2 étant conforme du coté positif de l'axe 1, en atmosphère sèche mais totalement inversé du coté négatif de l'axe 1, en atmosphère humide. En atmosphère sèche l'acidification des sols ne peut se réaliser qu'à l'étage subalpin, le drainage climatique étant nettement insuffisant à basse altitude (CADEL, 1980), alors qu'en atmosphère humide l'altération est déjà suffisamment intense à l'étage collinéen non seulement de par l'intensité de la pluviométrie mais surtout étant donné l'âge beaucoup plus important des sols (JOUD & MICHALET, 1994). Par ailleurs le colluvionnement s'accentuant avec l'altitude en climat très humide, il s'oppose à l'acidification et les sols s'eutrophisent, comme c'est le cas sous les mégaphorbiaies.

L'axe 4 différencie essentiellement (FIG. 2 C) les formations des Alpes internes et intermédiaires (axe 1 positif), avec comme espèces contribuantes, dans sa partie négative *Larix decidua*, *Quercus pubescens*, *Brachypodium pinnatum*, *Pinus sylvestris* et *Juniperus communis* et dans sa partie positive, *Pinus uncinata*, *Sesleria caerulea*, *Erica herbacea*, *Polygala chamaebuxus* et *Arctostaphylos uva-ursi*. Ceci révèle une opposition entre des formations pionnières post-pastorales et des formations forestières plus climaciques, car moins anthropisées, de par leurs caractéristiques édaphiques peu favorables (forte pierrosité et nutrition azotée déficiente). Ce **gradient d'anthropisation** est corrélé à la position géographique des vallées internes concernées. L'anthropisation est plus accentuée dans les Alpes sud-occidentales (Briançonnais) où les conditions thermiques sont plus favorables au pastoralisme ou à la culture que dans les Alpes internes centro-orientales, plus froides. L'altération des sols

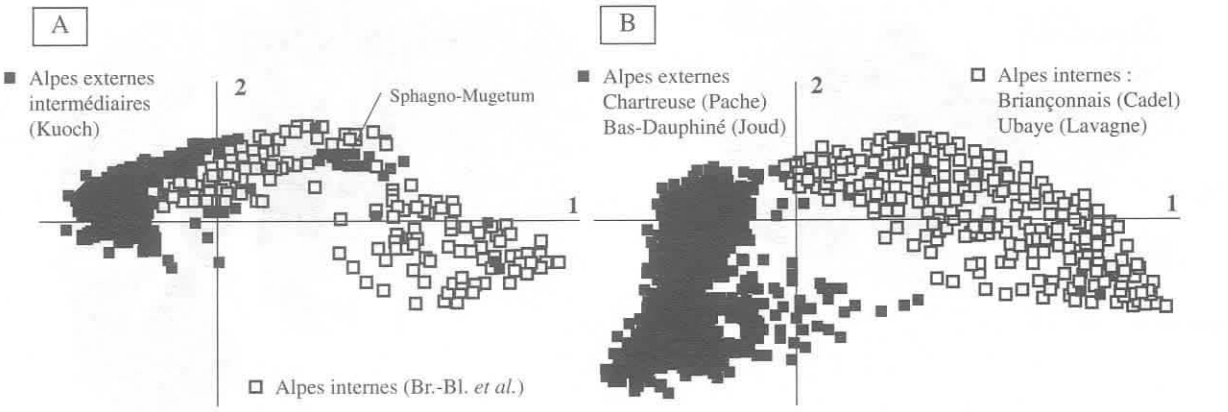


FIG. 3.– Répartition sur le plan 1-2 de relevés des Alpes externes et internes. A : pour les Alpes du Nord-Est, B : pour les Alpes de l'Ouest.

Distribution of some external and internal Alps releves on 1-2 factorial map. A: North-easterns Alps, B: Western Alps.

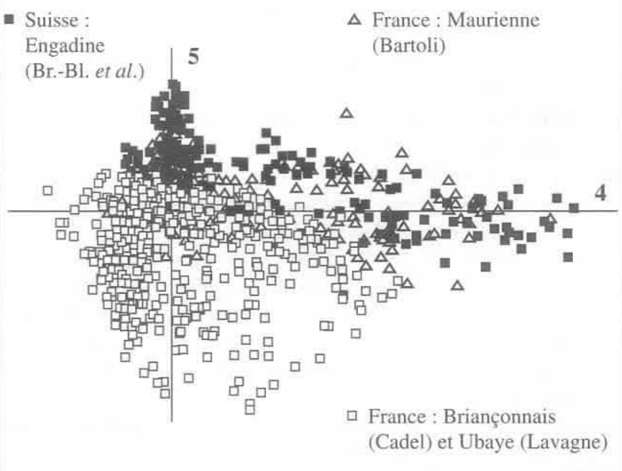


FIG. 4.– Répartition sur le plan 4-5 de relevés des Alpes internes.

Distribution of some internal Alps releves on 4-5 factorial map.

et donc leur teneur en éléments fins et leur utilisation étant dépendantes des conditions thermiques, la signification de cet axe est encore édaphoclimatique.

L'axe 5 oppose, dans sa partie négative (FIG. 2 D) des formations riches en espèces de sols poreux à forte activité biologique telles que *Acer pseudoplatanus*, *Tilia platyphyllos*, *Mercurialis perennis* (axe 1 négatif), *Larix decidua*, *Festuca rubra*, *Poa alpina* et *Pulsatilla alpina* (axe 1 positif), à celles contenant des espèces de sols asphyxiants et/ou peu actifs (espèces dites acidiphiles) telles que *Pteridium aquilinum*, *Blechnum spicant*, *Dryopteris dilatata*, *Picea abies* (axe 1 négatif), *Molinia caerulea*, *Vaccinium myrtillus*, *Deschampsia flexuosa*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Melampyrum pratense* (axe 1 positif). Il s'agit donc d'un axe d'**activité biologique et de porosité des sols**. La corrélation avec la situation géographique (FIG. 4) est encore plus significative que pour l'axe 4. Dans les Alpes centro-orientales, c'est la continentalité thermique qui détermine l'installation des forêts résineuses intermédiaires ou internes (PACHE *et al.* 1996b), alors que l'été est encore bien arrosé (régime pluviométrique de type continental) ; en climat froid et à été humide, l'ETP est faible et l'hydromorphie peut persiter dans les sols et freiner (avec les basses températures) l'activité biologique des humus. Dans les Alpes sud-occidentales l'ETP est nettement plus élevée, étant donné la hausse des températures et le creux estival des précipitations (régime pluviométrique de type océanique à subméditerranéen) ; l'hydromorphie est absente des sols poreux des formations internes et intermédiaires et l'activité biologique est ainsi beaucoup plus importante.

CONCLUSIONS

Comme c'est le cas pour toutes les AFC, il est clair que les interprétations proposées ne sont que des hypothèses, s'appuyant sur des recherches quantitatives, climatiques ou édaphiques, citées plus haut. Il n'est pas possible en effet d'effectuer une analyse cannonique, incluant des variables écologiques, sur 4 900 relevés. De telles analyses sont actuellement en cours, sur un nombre nettement réduit de relevés. Néanmoins la rigueur apportée par ce type d'analyse ne peut pas, selon nous remplacer l'intérêt d'une telle synthèse, les deux approches étant complémentaires.

Cette synthèse nous permet en premier lieu de confirmer la validité du système alpin, proposé par OZENDA (1985) et s'appuyant sur deux critères fondamentaux, la notion d'étage de végétation (axe 2) et l'opposition existant entre les Alpes externes et les Alpes internes (axe 1). Les deux facteurs à l'origine de cette différenciation biologique, qui sont essentiellement de nature climatique mais également dépendants des structures forestières, conditionnent par ailleurs l'altération et l'acidification des sols (axe 3). La disponibilité des éléments minéraux pour les plantes, apparaît comme étant plus dépendante de ces conditions climatiques que du type de roche mère, carbonatée ou silicatée.

Il apparaît au second plan, surtout dans les Alpes internes et intermédiaires, une opposition très nette entre les Alpes centro-orientales et sud-occidentales. Elle est essentiellement déterminée par la température et la répartition saisonnière des précipitations, mais est enregistrée par les végétaux par la qualité de la nutrition azotée, dépendante de l'activité biologique des humus (axe 5). Ces facteurs édaphoclimatiques ont des conséquences importantes sur l'utilisation des sols et l'anthropisation des forêts (axe 4). Cette différenciation biologique mise en évidence par les axes 4 et 5 de notre analyse est suffisamment intense pour créer des coupures syntaxonomiques du niveau de l'alliance, absentes de la nomenclature actuelle.

Le concept de continentalité intraalpine, à l'origine de l'unicité du système alpin d'OZENDA (1985), a minimisé la complexité des variations climatiques, donc l'hétérogénéité écologique et biologique des formations internes et intermédiaires. Il existe en effet une certaine convergence floristique entre ces formations résineuses, mise en évidence par l'axe 1, mais si elle est due au nord et à l'est à une réelle continentalité, elle est liée au sud et à l'ouest à l'aridité estivale.

BIBLIOGRAPHIE

BARBERO, M. & BONO, G.,1970.– Les sapinières des Alpes maritimes, de l'Authion à la Ligurie et de la Stura au Tanaro. *Veröff. Geobot. Inst. Rübel*, 43 : 140-168.

BARTOLI, Ch., 1966.– Études écologiques sur les associations forestières de la Haute-Maurienne. *Ann. Sci. Forest.*, 23, 3 : 433-749.

BRAUN-BLANQUET, J., PALLMANN, H. & BACH, R., 1954.–

Pflanzensoziologische und Bodenkundliche Untersuchungen im Schweizerischen Nationalpark und seine Nachbergebieten II. *Ergebn. Wissenschaftl. Untersuchungen des Schweiz. Nationalparks.* Bd. IV : 1-199.

BRAUN-BLANQUET, J., 1961.– *Die inneralpine Trockenvegetation.* Gustav Fischer Verlag, Stuttgart : 273 p.

BRIANE, J. P., 1991.– *Le traitement des données phytosociologiques sur microordinateurs compatibles IBM-PC. Manuel d'utilisation du logiciel ANAPHYTO.* Laboratoire de Systématique et d'Écologie Végétales, Université de Paris XI : 29 p.

CADEL, G., 1980.– Séries de végétation et sols du subalpin Briançonnais sur roches mères silico-alumineuses. Comparaison avec la Maurienne et la Tarentaise. *Sci. Sol. AFES*, 4 : 249-264.

FLAMENBAUM, G., THIERRY, J. & BENZECRI, J.-P., 1978.– Agrégation en boules de rayon fixe et centres optimisés (boules optimisées). *Cahier de l'Analyse des Données*, 3 : 357-375.

FAURE, Ch., 1968.– Feuille de Vif (XXXII-35). *Doc. Carte Végét. Alpes*, 6 : 7-70.

GAFTA, D., 1994.– Tipologia, Sinecologia e Sincorologia delle Abietine nelle Alpi del Trentino. *Braun-Blanquetia*, Camerino. 12 : 1-69.

GENSAC, P., 1967.– *Les forêts d'épicéa de Tarentaise.* Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Grenoble : 139 p.

GIORDANO, A., MONDINO, G. P., PALENZONA, M., ROTA, L. & SALANDIN, R., 1974.– Ecologia ed utilizzazioni prevedibili dela Valla di Susa. *Annali dell'Instituto Sperimentale per la Selvicoltura*, Arezzo, 5 : 83-196.

JOUD, D. & MICHALET, R., 1994.– Approches phytoécologiques et phytosociologiques : Application aux formations forestières acidiphiles de l'étage collinéen du Piémont Nord-Ouest Alpin. *23 Coll. Phytosoc. : Large Area Vegetation Surveys*, Bailleul : 437-460.

JOUD, D., 1995.– *Catalogue des types de stations forestières des régions : Bas-Dauphiné et Avant-Pays Savoyard.* Laboratoire Écosystèmes Alpins, Université Joseph Fourier, Grenoble : 304 p.

KUOCH, R., 1954.– Wälder der Schweizer Alpen im verbreitungsgebiet der Weißtanne. *Mitt. Schweiz. Anst. Forstl. Versuchswesen*, Zürich, 30, S. : 133-314.

LACOSTE, A., 1972.– *La végétation de l'étage subalpin du bassin supérieur de la Tinée (Alpes maritimes). Application de l'analyse multidimentionnelle aux données floristiques et écologiques.* Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Paris Sud, Orsay : 295 p.

LAVAGNE, A., 1968.– *La végétation forestière de l'Ubaye et des pays de Vars.* Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Marseille : 434 p.

MAYER, H., 1974.– *Wälder des Ostalpenraumes.* Fischer, Stuttgart : 344 p.

MEYER, D., 1981.– *La végétation des vallées de Vallouise, du Fournel et de la Biaysse (Pelvoux oriental, Hautes-Alpes).* Thèse 3e cycle, Université d'Aix-Marseille I : 176 p.

MICHALET, R., PETETIN, A. & SOUCHIER, B., 1995.– *Catalogue détaillé des stations forestières du Sud-Isère (Alpes françaises).* Laboratoire Ecosystèmes Alpins, Université Joseph Fourier, Grenoble : 346 p.

MONDINO, G. P., NOSENZO, A., DOTTA, A. & CERUTTI, T., 1989.– Studio ecologico e biometrico del bosco da seme di larice delle Navette (Briga Alta, Cuneo). *Ann. Fac. Sci. Agr. Univ. Torino*, 15 : 193-304.

NOUALS, D. & JAPPIOT, M., 1996.– *Les stations forestières des plateaux et monts de Vaucluse et des versants sud des montagnes de Lure et du Ventoux.* CEMAGREF d'Aix en Provence : 286 p.

OBERLINKELS, M., 1987.– *Etude phyto-écologique des vallées occidentales du massif des Ecrins. Typologie forestière et productivité de la forêt du Perrier (Valbonnais). Intérêt des sapinières et des pessières pour une zonation biogéographique des Alpes Dauphinoises.* Thèse de 3e cycle, Université Sci. Tech. Méd. de Grenoble : 123 p.

OZENDA, P., 1985.– *La végétation de la chaîne alpine dans l'espace montagnard européen.* Masson, Paris : 330 p. + 1 carte couleur.

PACHE, G., MICHALET, R. & AIME, S., 1996a.– A seasonal application of the GAMS (1932) method, modified MICHALET (1991) : the exemple of the distribution of some important forest species in the Alps. *Diss. Bot.* 258, J. Cramer, Stuttgart : 31-54.

PACHE, G., AIME, S. & MICHALET, R., 1996b.– A simple model for the study of the altitudinal rainfall gradient, applied in the Tyrolian orographic complex. *Rev. Ecol. Alpine*, Grenoble, 3 : 13-20.

PAUTOU, G., CADEL, G. & GIREL, J., 1991.– Le bassin de Bourg d'Oisans, carrefour phytogéographique des Alpes. *Rev. Ecol. Alpine*, 1 : 23-44.

PEDROTTI, F., 1980.– *Guida all'escursione della Società Botanica Italiana in Val d'Adige e nel Parco Nazionale dello Stelvio*, Instituto di Botanica dell'Università di Camerino, Italia : 69 p.

PIGEON, V., 1986 : *Pré-étude phytoécologique de l'Embrunais : étude stationnelle des forêts de Boscodon et de Crots.* ENGREF, Nancy : 149 p.

PLUMETTAZ CLOT, A. C., 1988.– *Phyto-Écologie des pinèdes valaisannes et contribution à la taxonomie du genre* Pinus. Thèse de Doctorat de l'Université de Lausanne : 202 p.

RAMEAU, J. C., MANSION, D. & DUME, G., 1993.– *Flore forestière française. Guide écologique illustré. 2 : Montagnes.* IDF, Minist. Agr. et de la Forêt : 2421 p.

RICHARD, L. & PAUTOU, G., 1982.– *Alpes du Nord et Jura méridional. Notice détaillée des feuilles d'Annecy et de Grenoble.* CNRS, Paris : 316 p.

SCHIECHTL, H.M. & STERN, R., 1981.– Die Zirbe (*Pinus cembra* L.) in den Ostalpen. *Angew. Pflanzensociol.* Vienna, 23: 1-79.

VERGER, J.-P., 1987.– *Végétation et pédogénèse sur roches vertes et gneiss acide dans une séquence altitudinale montagnard-alpin en Val d'Aoste (Italie). Essai de synthèse écologique.* Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Grenoble : 228 p.